Vestnik zoologii, **35**(5): 3–7, 2001

УДК 591.505 : 595.341(262.5+262)

О ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ГАЛОПАТИИ СЕМЕЙСТВ СВОБОДНОЖИВУЩИХ COPEPODA CYCLOPOIDA

В. И. Монченко

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина
E-mail: vmon@iz.freenet.kiev.ua

Получено 7 марта 2001

О дифференциальной галопатии семейств свободноживущих Copepoda Cyclopoida. Монченко В. И. — На основании разной степени сокращения видового разнообразия трех семейств Cyclopoida в Черном море по сравнению со Средиземным (в 9, 2,8 и 1 раз) реализован новый подход к оценке галопатии этих семейств. Признано, что семейство Oithonidae в целом в высокой степени стеногалинно, семейство Cyclopinidae обладает определенными чертами эвригалинности, наконец, морские циклопы (подсемейство Halicyclopinae и Euryteinae семейства Cyclopidae) эвригалинны. Как морфофизиологическая основа эвригалинности рассматривается активно функционирующий осморегуляторный аппарат, представленный у копепод парой целомических максиллярных желез (Lee, 1999).

Ключевые слова: Cyclopoida, галопатия, Средиземное и Черное моря.

On Different Halopathy of the Families in Freeliving Copepoda Cyclopoida. Monchenko V. I. — Based on different rate of reduction of species diversity in three families of Cyclopoida in the Black Sea comparing with Mediterranean Sea (in 9, 2.8 and 1 times) the new approach to assessment of the halopathy in these families is realized. Oithonidae on the whole are recognized as highly stenohaline, Cyclopinidae as possessing some features of euryhalinity, lastly the Halicyclopinae and Euryteinae (fam. Cyclopidae) are recognized as euryhaline. The actively functioning osmoregulatory apparatus in copepods presented by pare of the coelomic maxillar glandulae (Lee, 1999) is examined as morphophysiological basis of the euryhalinity.

Key words: Cyclopoida, halopathy, Mediterranean and Black Seas.

Введение

Морское происхождение веслоногих ракообразных не вызывает сомнений. В морской среде обитают виды почти всех из 10 их отрядов за исключением одного монотипического Gelyelloida. Пелагические сообщества Мирового океана населяют копеподы одного из наиболее массовых отрядов — Calanoida, а морские мейобентические сообщества — Harpacticoida. Оба последние отряда представлены в пресных водах относительно немногими семействами. Исключение среди веслоногих составляет отряд Cyclopoida. Из трех его свободноживущих семейств два (Oithonidae и Cyclopinidae) — исключительно морские обитатели. Напротив, среди 650–670 видов (Монченко, 1974) семейства Cyclopidae подавляющее большинство — пресноводные виды. Не много ясности в вопрос о приоритете для этого отряда морских или пресных вод вносят представители 7 остальных семейств Cyclopoida, поскольку они включают как паразитов, так и комменсалов, как пресноводных, так и морских рыб, а также морских беспозвоночных.

Однако между двумя семействами, охарактеризованными выше как «исключительно морские обитатели», — Oithonidae и Cyclopinidae намечаются некоторые отличия в отношении к фактору солености. Отличия проявились после того, как мы описали из семейства Cyclopinidae несколько новых таксонов из неполносоленых морских вод: двух родов с новыми видами — эндемиков Черного (Cyclopinotus) и Каспийского (Cryptocyclopina) морей, трех новых видов из Черного моря (*Cyclopina pontica* Monch., *C. parapsammophila* Monch., *C. oblivia* Monch.). Действительно, эти виды успешно переносят современную пониженную соленость Черного моря, они даже эволюировали в условиях этой пониженной солености и даже пережили еще большие распреснения этих бассейнов в период их бурной геологической истории. Стало ясно, что упомянутые семейства имеют несколько разную галопатию.

Однако в общем такая оценка является достаточно отвлеченным способом характеристики отношения этих семейств к одному из основных факторов водной среды. Для получения более или менее объективного представления об отношении к солености, для оценки галопатии (т. е. степени эвригалинности или стеногалинности) каждого из трех семейств попытаемся проанализировать их видовое разнообразие в бассейнах со значительным градиентом солености.

Материал и методы

Этот метод оценки галопатии примечателен тем, что особенности этих групп (да и не только этих групп) определяется экспериментом, поставленным самой природой. Априорно представляется логичным, что степень отличия (или сходства) видового разнообразия какой-либо группы животных в двух соседних морских бассейнах, четко отличающихся градиентом солености, должна свидетельствовать о степени эвригалинности (или стеногалинности) группы в целом. Если (к примеру возьмем два крайние случая) одно семейство характеризуется в обоих морях резко отличным видовым разнообразием, а другое семейство представлено в них почти одинаковым числом видов, то первое из них должно рассматриваться в целом как морское стеногалинное, значительная часть видов которого не способна преодолеть градиент понижения солености, а второе — как эвригалинное, большая часть видов которого успешно преодолевает изменения осмотического давления и ионной концентрации.

Рассмотрим это на конкретном материале. Речь идет о двух бассейнах (Средиземном и Черном морях), примерно в 2 раза отличающихся общей соленостью (35 и 18‰ соответственно) и о трех семействах отряда Cyclopoida. Как рабочий материал использованы все известные автору фаунистические данные по упомянутым семействам в Средиземном и Черном морях. Эти данные полно проанализированы в многочисленных собственных статьях и монографиях (Монченко, 1974, 1975, 1977 а, б, 1979 а, б, 1981; Monchenko et al., 1998). По-видимому, в настоящее время степень изученности в целом копепод Азово-Черноморского и Средиземноморского бассейнов примерно одинакова. Для первого мы насчитываем немногим более сотни работ, для второго около 220, а только для прибрежных циклопообразных — 35 и 75 работ соответственно.

Результаты и обсуждение

Рассмотрим материалы в сравнительном аспекте (табл. 1). Заметим, что примерно из 660 видов и подвидов семейства Cyclopidae (Монченко, 1974) морские воды населяют только представители двух подсемейств, которые фигурируют в таблице 1.

Специфика сокращения видового разнообразия любой группы в Черном море по сравнению со Средиземным должна в первую очередь обсуждаться на фоне общего сокращения числа видов всей черноморской фауны в целом. Известны два достаточно близкие коэффициента сокращения — в 3,5 раза (Мордухай-Болтовской, 1972) и в 4 раза (Заика, 2000). Более чем трехкратное сокращение видового состава, как мы полагаем, в основном связано с изменением солености.

Однако на отношение числа видов в пределах одной группы животных, в частности Cyclopoida, могут влиять и другие факторы. Среди них такой важный фактор как степень изученности фаун. Это хорошо прослеживается исторически. Так, по В. Н. Ульянину (1871, с. 127) «Copepoda с лишком в семь раз» беднее в Черном море, чем в Средиземном. Однако ныне коэффициент сокращения фауны копепод в Черном море, как явствует из таблицы 1, совсем иной и составляет 2,4. При этом, как было показано выше, фауны обоих морей можно считать достаточно полно и относительно одинаково изученными.

Другим фактором, влияющим на коэффициент сокращения животных раз-

Таблица 1. Видовое разнообразие морских Cyclopoida в некоторых бассейнах

Table 1. Species Diversity of marine Cyclopoida in successiveness of bassins

Группа	1	2	3	4	5	6
Oithonidae	17	18	2	1	–	–
Cyclopinidae	28	25	9	4	1	–
Halicyclopinae и Euryteinae	11	12	12	7	6	1
Cyclopoida	56	55	23	12	7	1

Примечание. 1 — Восточноатлантическая бореальная область; 2 — Средиземное море; 3 — Черное море; 4 — Азовское море; 5 — Каспийское море; 6 — Аральское море.

ных групп, являются разные миграционные способности групп. Однако в данном случае миграционные способности копепод следует считать примерно одинаковыми и ими следует пренебречь, поскольку речь идет в общем об одноразмерных (и, по-видимому, одинаково вагильных) группах мейобентического сообщества. Только оитониды принадлежат к пелагическому сообществу, где фаунистические обмены казалось бы облегчены. Однако, как видно из таблицы 1, такое облегчение в освоении Черного моря им не помогло.

Таким образом, основными факторами, определяющими изменения видового разнообразия копепод в Черном море по сравнению со Средиземным, остаются с абиотической стороны — соленостный градиент, а со стороны организмов разных групп — разные их физиологические способности к его преодолению.

Понятно, что морские группы не одинаково способны переносить пониженную соленость. Приведенный выше показатель коэффициента сокращения числа видов (3,5—4) для всей фауны Черного моря по сравнению со Средиземным является усредненным. В его формировании участвовали как виды эвригалинные, так и стеногалинные. В данном случае важно, что циклопообразные сокращают свое видовое разнообразие в среднем менее, чем в 3,5 (по данным таблицы 1, в среднем в 2,4 раза). Это уже является конкретным выводом из сравнения в том плане, что циклопообразные в целом заметно более эвригалинны, чем вся средиземноморская фауна в целом.

Однако этот показатель сокращения (2,4) является усредненным для всех трех семейств. На этом таксономическом уровне циклопообразных следовало бы назвать группой с относительно повышенной способностью к осморегуляции. Однако отряд — это, по-видимому, таксон не такого ранга, на котором четко проявляются особенности галопатии группы. Используем более низкий таксономический ранг (семейство) для аналогичного сравнения степени сокращения видового разнообразия.

Из данных той же таблицы 1 следует, что среди циклопообразных каждое из трех семейств обнаруживают четкое, по семействам, дифференцированное отношение к фактору солености. Так, оитониды при переходе в Черное море сокращают видовое разнообразие в 9 раз. В экологическом отношении их следует характеризовать как стеногалинные. Обогащение черноморской фауны каким-либо новым из 18 средиземноморских видов возможно только в прибосфорском участке при заносе из Мраморного моря. Циклопиниды уже в 2,8 раза менее разнообразны в Черном море, чем в Средиземном, что свидетельствует об их некоторой эвригалинности. Наконец, морские циклопы в полигалинных водах Черного моря столь же разнообразны, как и в Средиземном (коэффициент сокраще-
ния I) (табл. 1). По-видимому, эти животные обладают настолько мощной системой осморегуляции, что она позволяет им не только проникать, но и эволюировать в условиях разбавленных морских вод. Такие полученные показатели для этих трех семейств (9, 2,8 и 1) являются как бы сравнительными мерами средней эвригалинности семейств, характеристикой соленостной ниши каждого из трех семейств.

Эти данные о конкретной соленостной нише, занимаемой таксоном уровня семейства, как нельзя более соответствуют представлениям Г. Симпсона об адаптивной зоне, свойственной большинству семейств животного мира (Simpson, 1947 etc.). Конечно в пределах своих семейств каждый род или вид имеет свои соленостные предпочтения, лежащие в пределах адаптивной зоны семейства.

Более сглаженные коэффициенты сокращения наблюдаются при сравнении разнообразия видов Cyclopoida в Черном и Азовском морях (табл. 1). Если для обеих фаун в целом это отношение составляет 4 (Мордухай-Болтовской, 1972), то у обсуждаемых семейств — в среднем 1,9. Это еще раз подтверждает тот факт,

что в целом циклопообразные весьма эвригалинны по сравнению с другими группами морского населения.

С представлениями об эвригалинности или стеногалинности сравниваемых выше семейств тесно связана проблема медитерранизации фауны Черного моря. Она разрабатывалась достаточно долго, с большей или меньшей активностью (Гребницкий, 1873–1874; Кесслер, 1874; Пузанов, 1965; Pusanov, 1967; Цветков и др., 1986; Zaitsev et Mamaev, 1997; Заика, 2000 и др.). Такое явление имеет прямой выход в широкую фауно-экологическую и эволюционную проблему заселения морскими организмами окраинных и внутренних морей с разбавленными морскими водами. Заселение неоднократно имело место в геологической истории южнорусских морей при сильных колебаниях их солености.

Дальнейший ход процесса медитерранизации Черного моря хотя бы на уровне рассматриваемых семейств хорошо прогнозируется на основании данных, приведенных выше. Так, трудно ждать появления в Черном море представителей таких стеногалинных семейств как Oithonidae из циклопообразных. При редукции разнообразия в 9 раз оитониды и сейчас представлены в нем только двумя видами. Распространяя аналогию на другие группы морских стеногалинных организмов, мы можем с большой долей вероятности утверждать, что осмоконформные (экологически это морские стеногалинные) группы не увеличат свое представительство в Черном море. Они почти не в состоянии даже вселиться в черноморские воды. Так, из 379 видов средиземноморских мшанок вселились только 17 — сокращение в 22 раза (Брайко, 1983; Zabala et al., 1988). Числа видов в обоих морях для иглокожих — 144 и 13 (Баранова и др., 1972; Tortonese, 1985), сокращение в 11 раз; для оитонид, как было показано выше, — 18 и 2, сокращение в 9 раз (табл. 1); для калипторинхных турбеллярий — 102 и 12, сокращение в 8 раз (Brunet, 1980); для десятиногих раков — 218 и 35 (Кобякова и др., 1969; Koukouras, 1987), сокращение в 7 раз, эндемиков нет. Остракоды сокращают видовое разнообразие уже в 4 раза (Stambalidis, 1985). Они обладают весьма разнообразной осморегуляцией (Аладин, 1987 и др.), среди них уже высоко число эндемиков — 32% (Шорников, 1966). Также амфиподы, сокращая видовое разнообразие в 4 раза (414 против 111 видов, согласно Грезе, 1985 и Bellan-Santini, 1990), имеют 36% эндемиков (каспийский комплекс).

Группы, лежащие по другую сторону «водораздела» 3,5, имеют гораздо больше шансов на вселение в Черное море. Так, у семейства Cyclopinidae коэффициент сокращения составляет 2,8. Его способность к вселению в Черное море подтверждается также таксономическими данными, поскольку из Черного моря, кроме ряда видов, нами описан даже родовой эндемик *Cyclopinotus* (syn. *Cycloporella*) (Монченко, 1981). Наконец, морские циклопы (подсемейства Halicyclopinae и Euryteinae), как и некоторые другие ракообразные (Аладин, 1987), относятся к активным осморегуляторам. Они обладают просто устроенным, но активно функционирующим осморегуляторным аппаратом, представленным (в частности у веслоногих) парой целомических максиллярных желез (Lee, 1999), которые способны настолько мощно откачивать осмотическую воду, что морские циклопы с одинаковым видовым разнообразием (однако при немалом качественном отличии) заселяют как Средиземное, так и Черное моря. Они не только способны вселяться в неполносоленые моря, но и давать здесь разнообразие даже большее, чем на их прародине — в полносоленых морских водах. Именно за счет подобных групп ракообразных, в первую очередь гарпактикоид, будет идти обогащение фауны Черного моря за счет иммигрантов из Средиземного или иных морей. Иммигрировать будут и виды других групп животных, имеющих, подобно копеподам, малый коэффициент сокращения. Это относится в первую очередь к костистым рыбам (коэффициент сокращения как у циклопообразных — 2,4), к немертинам (коэффициент сокращения 1,8 по Заике, 2000). Процесс медитерранизации Черного моря будет ускоряться по мере дальнейшего сокращения стока его рек, увеличения его солености и темпера-

туры воды, а также благодаря непреднамеренным интродукциям в обрастаниях на днищах судов, в балластных водах и т. д.

Аладин Н. В. Соленостные адаптации и эволюция осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. — 1987. — **160**. — С. 106—126.
Баранова З. И., Савельева Т. С. Тип иглокожие — Echinodermata // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1972. — С. 271—291.
Брайко В. Д. Мохуватки. — К. : Наук. думка, 1983. — 116 с. — (Фауна України; Т. 24, вип. 1).
Гребницкий Н. А. Материалы для фауны Новороссийского края // Зап. Новоросс. об-ва естествоисп., 1873—1874. — **2**. — С. 230—263.
Грезе И. И. Высшие ракообразные. Бокоплавы. — Киев : Наук. думка, 1985. — 171 с. — (Фауна Украины; Т. 26, вып. 5).
Заика В. Е. Морское биологическое разнообразие Черного моря и Восточного Средиземноморья // Экология моря. — 2000. — **51**. — С. 59—62.
Кесслер К. Ф. Описания рыб, принадлежащих к семействам, общим Черному и Каспийскому морям // Тр. СПб. об-ва естествоисп. — 1874. — **5**, вып. I. — С. 191—324.
Кобякова З. И., Долгопольская М. А. Отряд десятиногих Decapoda // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1969. — **2**. — С. 270—306.
Монченко В. І. Щелепнороті циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae). — К. : Наук. думка, 1974. — 452 с. — (Фауна України; Т. 27, вип. 3).
Монченко В. И. О представителях рода Halicyclops (Copepoda, Cyclopidae) в южных морях СССР // Доп. АН УРСР. — 1975. — **6**. — С. 556—559.
Монченко В. И. О сильно модифицированной новой копеподе Colpocyclops dulcis gen. et sp. n. (Crustacea, Copepoda) // Вестн. зоологии. — 1977 а. — № 6. — С. 25—32.
Монченко В. И. О двух видах копепод-циклопинид из интерстициали Черного моря // Биология моря. — 1977 б. — **5**. — С. 16—23.
Монченко В. И. Новый вид веслоногого рака Halicyclops cryptus из интерстициали Азовского моря // Биология моря. — 1979 а. — **1**. — С. 17—24.
Монченко В. И. Морские и солоноватоводные циклопы (Crustacea, Cyclopidae) в Азово-Черноморском бассейне // Гидробиол. журн. — 1979 б. — **15**, № 2. — С. 22—26.
Монченко В. И. Cycloporella eximia gen. et sp. n. (Crustacea, Copepoda) из интерстициали Черного моря // Зоол. журн. — 1981. — **60**, № 7. — С. 984—990.
Мордухай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1972. — **3**. — С. 316—324.
Пузанов И. И. Последовательные стадии медитерранизации фауны Черного моря (Новые данные) // Гидробиол. журн. — 1965. — **1**, № 2. — С. 54.
Ульянин В. Н. Материалы для фауны Черного моря // Изв. Императ. об-ва любит. естествозн., антропологии и этнографии (при Московском ун-те). Протоколы заседаний. — 1871. — **9**, вып. I. — С. 77—137.
Цветков Л. П., Маринов Т. М. Фаунистическое пополнение Черного моря и изменение его донных экосистем // Хидробиология. — 1986. — **27**. — С. 3—21.
Шорников Е. И. Остракоды Черного и Азовского морей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1966. — 21 с.
Bellan-Santini D. Mediterranean deep-sea amphipods: composition structure and affinities of the fauna // Progr. Oceanogr. — 1990. — **24**, N 1—4. — C. 275—287.
Brunet M. Quelques aspects biogeographiques du peuplement de Turbellaries Caliptorhyngues mediterraneens // Journees etud. syst. evol. et biogeogr. Mediterr., Cagliari, 13—14 oct., 1980. — Monaco, 1981. — P. 21—28.
Koukouras A. Some zoogeographical and ecological information on the decapod fauna of the Aegean Sea // Invest. pesq. — 1987. — **51**, suppl. N 1. — P. 111.
Lee C. E. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod Eurytemora affinis // Evolution. — 1999. — **53**, N 5. — P. 1423—1434.
Monchenko V. I., Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. et al. Meiobenthos // Black Sea, Biol. diversity, Ukraine. — New York : Unit. Nat. Publ., 1998. — P. 47—53, 228—249.
Pusanov I. Uber die sukzessiven Stadien der Mediterranization des Schwarzen Meeres // Intern. Rev. gesammt. Hydrobiol. — 1967. — **52**, N 2. — P. 219—236.
Simpson G. Tempo and mode of evolution. — New York : Columbia Univ. Press, 1947. — 237 p.
Stambolidis A. E. Zur Kenntnis der Ostracoden des Evros-Delta (Nord-Agaisches Meer) Griechenland // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. und Inst. — 1985. — **82**. — P. 155—254.
Tortonese E. Distribution and ecology of endemic elements in the Mediterranean fauna (fishes and echinoderms) // Mediterranean Mar. Ecosyst. Proc. NATO ARW Mediterranean Mar. Ecosyst., Heraklion, Crete, Sept. 23—27, 1983. — New York ; London, 1985. — P. 57—83.
Zabala M., Maluquer P. Illustrated keys for the classification of Mediterranean Bryozoa // Treb. Mus. zool. — 1988. — N 4. — P. 3—294.
Zaitsev Yu., Mamaev V. Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline. — New York : Unit. Nat. Publ., 1997. — 208 p.